BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

241

N° 339 NOVEMBRE-DÉCEMBRE 1975

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1975

Abonnement général : France, 440 F ; Étranger, 484 F.
Zoologie : France, 340 F ; Étranger, 374 F.
Sciences de la Terre : France, 90 F ; Étranger, 99 F.
Botanique : France, 70 F ; Étranger, 77 F.
Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.
Sciences physico-chimiques : France, 20 F ; Étranger, 22 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, n° 339, novembre-décembre 1975, Zoologie 241

Mise en évidence des relations phénotypiques et phylogénétiques à l'intérieur du genre *Thunnus* par une analyse multicritère [1]

par Jean-Yves Le Gall, Alain Laurec et Pierre Chardy *

Résumé. — Cette étude repose exclusivement sur les données descriptives disponibles dans la littérature portant sur les caractères de diagnose spécifique des sept espèces du genre *Thunnus* ; elle utilise les techniques d'analyse multivariable développées pour la classification (hiérarchie) et l'ordination (analyse des correspondances) afin d'examiner la validité des groupements spécifiques fréquemment reconnus à l'aide des techniques d'analyse taxinomique classiques. La valeur respective des caractères viscéraux, squelettiques et méristiques est reconnue. L'élaboration d'un cladogramme (analyse cladistique) sur la base d'un codage de 12 caractères à valeur évolutive, permet d'émettre quelques hypothèses sur les relations phylogénétiques entre les espèces et groupes d'espèces définies au cours de la présente étude.

Les conclusions s'accordent avec les études des auteurs précédents pour reconnaître l'existence de trois groupements phénotypiques : deux groupes majeurs « *albacares*, *atlanticus*, *tanggol* » et « *thynnus*, *maccoyii*, *alalunga* » réunis par *obesus*. Sur le plan phylogénétique, l'analyse cladistique met en évidence l'isolement précoce de *thynnus* et *maccoyii* dans un premier temps, puis de *alalunga*. La parenté phénotypique de ces trois espèces pourrait s'expliquer en partie par la persistance de caractères archaïques. L'étude accorde quelques fondements aux groupements de niveau subgénétique : *Germo*, *Thunnus*, *Neothunnus* et *Parathunnus*.

Cet exemple d'application à un cas relativement simple (7 espèces) démontre l'intérêt des méthodes utilisées dans le problème de la validité des unités taxinomiques d'ordre générique à subspécifique.

Abstract. — The study is based on available data of previous descriptive works dealing with the diagnostic characters of genus *Thunnus* seven species ; multivariable technics analysis are used for classification and ordination in order to examine the validity of specific groups usually admitted by classical technics of taxonomy analysis. Respective values of visceral, squelettic and meristic characters are reviewed. Building of a cladogram (by cladistic analysis) based on the coding of 12 characters with evolutive processes meaning leads to submit some hypothesis on phylogenetic relationships between species and group of species recognized progress of the present study.

The conclusions agree with previous studies for the status of the phenotypic groups : two major groups « *albacares*, *atlanticus*, *tonggol* » and « *thynnus*, *maccoyii*, *alalunga* » with *obesus* as an intermediary. On the other hand from the phylogenetic point of view, cladistic analysis reveals the early separation of *thynnus* and *maccoyii* in a first step, *alalunga* in a second one. The phenotypic proximity of these three species may partially be explained by the maintenance of some archaic characters. The results give some foundations of groups with subgeneric levels : *Germo*, *Thunnus*, *Neothunnus*, *Parathunnus*.

Applying them to a simple case (7 species) it demonstrates the validity and interest of the methods used facing the problems of the validation of taxonomic units from generic to subspecific order.

* *Centre Océanologique de Bretagne, B.P. 337, 29273 Brest Cedex.*

1. Contribution n° 339 du Département Scientifique du Centre Océanologique de Bretagne.

L'ensemble des auteurs récents s'accorde à reconnaître à l'intérieur du genre *Thunnus* sept espèces : *T. alalunga*, *T. thynnus*, *T. maccoyii*, *T. obesus*, *T. albacares*, *T. atlanticus*, *T. tonggol*. Par contre, si certains auteurs comme Postel (1973), à la suite de Fraser (1951), demeurent partisans du maintien et de la distinction de plusieurs sous-genres (*Germo*, *Neothunnus*, *Parathunnus*, *Kishinoella*), d'autres auteurs comme De Sylva (1955), Nakamura (1965), Iwai, Nakamura et Matsubara (1965), Gibbs et Collette (1967), sur la base d'anatomie comparée originale, estiment que les différenciations à l'intérieur du genre *Thunnus* relèvent du niveau spécifique. L'évolution historique de ces différents points de vue a été résumée dans le tableau I. Cependant, tous les auteurs reconnaissent l'existence de groupements d'espèces différant selon le choix des caractères de différenciation subgénérique ou spécifique. Nous nous sommes efforcés de tester la validité des groupements d'espèces rencontrés dans la littérature (abstraction faite, dans un premier temps, de la valeur taxinomique du niveau subgénérique) ainsi que d'en dégager la signification phylogénétique. Les buts de l'étude entreprise étaient donc :

— utilisation objective des données de la littérature descriptive ;
— application complémentaire des méthodes de classification (hiérarchie) et d'ordination (analyse des correspondances) sur l'information multicritère collectée, complétée par l'élaboration d'un cladogramme (selon la méthode définie par Camin et Sokal, 1965) ;

Tableau I. — Résumé des principales nomenclatures (de niveau générique et sub-générique) utilisées pour les sept espèces du genre *Thunnus* (adapté de Nakamura, 1965).

AUTEUR(S)	Date	*T. alalunga*	*T. thunnus*	*T. maccoyii*	*T. obesus*	*T. albacares*	*T. atlanticus*	*T. tonggol*
JORDAN	1888	*Germo*						
KISHINOUYE	1923				*Parathunnus*	*Neothunnus macropterus*		*Neothunnus rarus*
JORDAN et HUBBS	1925							*Kishinoella rarus*
FOWLER	1933					*Semathunnus*	*Parathunnus rosengartni*	
KAMOHARA	1941							
NAKAMURA	1949	*Germo*	*Thunnus*	*Thunnus*	*Parathunnus*	*Neothunnus*		
MORICE	1953							
NAKAMURA	1939							
MUNRO	1958		*Thunnus*		*Parathunnus*	*Neothunnus*		*Kishinoella*
JONE et SILAS	1960							
BROCK	1949							
NAKAMURA	1951	*Germo*	*Thunnus*	*Thunnus*	*Parathunnus*	*Neothunnus*		*Kishinoella*
HERRE	1953							
GODSIL et BYERS	1944							
GODSIL	1954		*Thunnus*		*Parathunnus*	*Neothunnus*		
MATSUBARA	1955							
ROEDEL et FITCH	1962	*Thunnus*			*Parathunnus*	*Neothunnus*		*Kishinoella*
GOSLINE et BROCK	1960							
BEEBE et TEE-VAN	1936				*Parathunnus*	*Neothunnus*	*Parathunnus*	
FRASER-BRUNNER	1950	*T. (Thunnus)*	*T. (Thunnus)*		*T. (Parathunnus)*	*T. (Neothunnus)*		*T. (Kishinoella)*
RIVAS	1961	*T. (Thunnus)*	*T. (Thunnus)*		*T. (Parathunnus)*	*T. (Neothunnus)*		*Kishinoella*
RIVAS	1951							
DE BEAUFORT et CHAPMAN	1961							
DE SYLVA	1955							
BULLIS et MATHER	1956	*Thunnus*	*Thunnus*	*Thunnus*	*Thunnus*	*Thunnus*	*Thunnus*	*Thunnus*
COLLETTE	1962							
GIBBS et COLLETTE	1967							
IWAI, NAKUMARA et MATSUBARA	1965							
POSTEL	1973	*T. (Germo)*	*T. (Thunnus)*		*T. (Parathunnus)*	*T. (Neothunnus)*	*Thunnus*	*T. (Kishinoella)*

TABLEAU II. — Comparaison des caractères de diagnose des espèces du genre *Thunnus*.

	CARACTERES	*T. alalunga*	*T. thynnus*	*T. maccoyii*	*T. obesus*	*T. albacares*	*T. atlanticus*	*T. tonggol*
VISCERES	Origine de l'artère cutanée à la vertèbre.	3 - 4	3 - 4	3 - 4	6 - 8	6 - 8	6 - 8	6 - 8
	Artère cutanée passe entre les apophyses transverses.	3 - 4	3 - 4	3 - 4, 2 - 3	5 - 6	5 - 6	5 - 6	5 - 6
	Artère cutanée se divise entre les os intermusculaires	4 - 5	4 - 5	4 - 5, 3 - 4	6 - 7	6 - 7	6 - 7	6 - 7
	Nombre de diverticules artériolaires de l'artère cutanée	1	2	2	2	1	1	1
	Veine post-cardinale	absent	absent	absent	présent	présent	présent	présent
	Striations du foie et cônes vasculaires	présent	présent	présent	présent	absent	absent	absent
	Lobes du foie	subégaux	subégaux	subégaux	subégaux	droit long	droit long	droit long
	Vessie natatoire	présent	présent	présent	présent	présent	présent	absent ou rudimentaire
	Position de la rate	droite	gauche	gauche	gauche	gauche	gauche	gauche
AXIAL	Premier arc hémal sur la vertèbre	10	10 (11)	10	11 (10)	11 (10, 12)	11 (10)	11 (12)
	Première parapophyse dirigée ventralement sur la vertèbre	9	8	9	9	9	9	10
	Position de la prézygapophyse hémale antérieure	sur le centrum	près du centrum	près du centrum	près du centrum	nettement ventral	nettement ventral	nettement ventral
	Longueur de la postzygapophyse hémale antérieure	courte	courte	courte	courte	longue	longue	longue
	Taille du foramen ventro-latéral	petite	petite	petite	petite	grande	grande	grande
	Nombre de vertèbres précaudales	18	18	18	18	18	19	18
SQUELETTE	Degré de développement de la parapophyse	modéré	léger	léger	marqué	marqué	modéré	modéré
	Forme de la première épine hémale	aplatie	non aplatie	non aplatie	quelquefois légèrement aplatie	quelquefois légèrement aplatie	non aplatie	quelquefois légèrement aplatie
CRANE	Bord postérieur du parasphenoïde	angulaire	angulaire	angulaire	angulaire	non-angulaire	non-angulaire	non-angulaire
	Parasphénoïde	étroit	large	large	étroit	étroit	étroit	étroit
	Ethmoïde	étroit	large	large	large	modérément large	modérément large	modérément large
	Projection de l'alisphénoïde	en dessous de la 1/2 orbite	au-dessus de la 1/2 orbite	près de 1/2 orbite	en dessous de 1/2 orbite	en dessous de 1/2 orbite	en dessous de 1/2 orbite	en dessous de 1/2 orbite.
	Bord postérieur du neuro-crane	angulaire	angulaire	angulaire	convexe	concave ou obtus	légèrement obtus	légèrement obtus
NAGEOIRES	Nombre épines dorsales	12 - 14	12 - 14	13 - 14	13 - 14	12 - 14	12 - 14	11 - 14
	Rayons seconde dorsale	13 - 16	13 - 15	14 - 15	14 - 16	13 - 16	12 - 15	14
	Pinnules dorsales	7 - 9	8 - 10	8 - 9	8 - 10	8 - 10	7 - 9	9
	Rayons anale	13 - 15	13 - 16	13 - 14	11 - 15	12 - 15	11 - 15	14
	Pinnules annales	7 - 9	7 - 9	7 - 9	7 - 10	7 - 10	6 - 8	8
	Rayons pectorale	31 - 36	30 - 36	30 - 34	31 - 35	33 - 36	31 - 35	30 - 35
	Pinnules branchiales	25 - 31 (28)	34 - 43	31 - 40	23 - 31	26 - 34	19 - 25	19 - 28
	Longueur de la pectorale	longue	courte	courte	longue à moyenne	moyenne	moyenne	moyenne à courte

— étude critique de l'importance relative des caractères viscéraux, squelettiques, rachidiens ou neurocrâniens, et méristiques pour la définition des relations phénotypiques et phylogénétiques d'un nombre donné d'espèces proches ;
— comparaison avec les résultats obtenus par les auteurs précédents à l'aide de méthodes taxinomiques classiques et révision éventuelle des groupements spécifiques intra-génériques, détermination et validité du niveau subgénérique.

I. MATÉRIEL, DONNÉES, TRANSFORMATION, CODAGE ET TRAITEMENT

A. — Données

L'étude ostéologique comparée de De Sylva (1955) semble être la première étude où l'on ait utilisé le codage, la présentation matricielle et l'étude de la similarité des données ostéologiques pour situer phylogénétiquement une espèce de Scombridae soit *T. atlanticus*. A cette date on ne reconnaissait pas encore la validité de *T. maccoyii* et *T. tonggol*.

Seuls les travaux récents de Nakamura (1965), Iwai *et al.* (1965), Gibbs *et al.* (1967) constituent une source complète de données objectives portant sur les sept espèces du genre *Thunnus*. L'utilisation complémentaire de ces trois sources a conduit à l'élaboration du tableau II, rassemblant les 30 principaux caractères de diagnose des espèces du genre *Thunnus*.

B. — Codage

a — *Ensemble des caractères* (tabl. III)

Les 30 caractéristiques étudiées sont de nature extrêmement diverses : la présence ou l'absence d'une veine post-cardinale et le degré de développement de la parapophyse sont deux critères d'essence différente.

Reprenant la classification de Benzecri (1973) nous distinguerons :

1. **Des caractères attributifs** : ex. présence d'une veine post-cardinale (caractère 5). A chaque caractère de ce type nous attribuons une variable logique v. $v(i) = 1$ si le caractère est présent chez l'espèce (i), $v(i) = 0$ s'il est absent.

Les caractères de cette catégorie sont les caractères 5, 6 et 8.

2. **Des caractères bivalents** : le nombre de diverticules artériolaires de l'artère cutanée (caractère 4) peut être de 1 ou 2. On attribuera à ce caractère deux variables logiques antinomiques : $v_1(i)$ sera égale à 1 si le nombre de diverticules est 1, $v_1(i)$ sera nulle si ce nombre est 2. $v_2(i) = 0$ quand $v_1(i) = 1$; $v_2(i) = 1$ quand $v_1(i) = 0$. On retient les deux variables logiques car il n'y a aucune raison de retenir v_1 plutôt que v_2 [1].

Les caractères appartenant à cette catégorie sont *a priori* les caractères 1, 4, 7, 9, 13, 15, 18, 19.

1. Il faut noter que les caractères donnant naissance à deux variables bénéficient d'un surcroît d'influence vis-à-vis de ceux (caractères attributifs) n'engendrant qu'une seule variable. On peut corriger ce fait par le choix de la distance.

TABLEAU III. — Codage des caractères de diagnose.

N° du caractère (Tab. II)	N° du caractère (matrice)	Description	Code	Description	Code	Description	Code
1	1	3 - 4	0			6 - 8	1
	2	3 - 4	1			6 - 8	0
2	3	3 - 4	0			5 - 6	1
	4	3 - 4	1			5 - 6	0
3	5	4 - 5	0			6 - 7	1
	6	4 - 5	1			6 - 7	0
4	7	1	0			2	1
	8	1	1			2	0
5	9	absent	0			présent	1
6	10	absent	0			présent	1
7	11	subégaux	0			le droit long	1
	12	subégaux	1			le droit long	0
8	13	absent	0			présent	1
9	14	gauche	0			droit	1
		gauche	1			droit	0
10	15	10	0	10 (11)	0.5	11(10,12)-11(12)	1
	16	10	1	10 (11)	0.5	11(10,12)-11(12)	0
11	17	8	0	9	0.5	10	1
	18	8	1	9	0.5	10	0
12	19	sur le centrum	0	près du centrum	0.5	nettement ventral	1
	20	sur le centrum	1	près du centrum	0.5	nettement ventral	0
13	21	court	0			long	1
	22	court	1			court	0
14	23	petit	0			grand	1
	24	petit	1			grand	1
15	25	18	0			19	1
	26	18	1			19	0
16	27	peu marqué	0	Modéré	0.5	net	1
	28	peu marqué	1	modéré	0.5	net	0
17	29	non aplatie	0	quelquefois aplatie	0.1	plat	1
	30	non aplatie	1	quelquefois aplatie	0.9	plat	0
18	31	anguleux	0			non anguleux	1
	32	anguleux	1			non anguleux	0
19	33	étroit	0			large	1
	34	étroit	1			large	0
20	35	étroit	0	modérément large	0.5	large	0
	36	étroit	1	modérément large	0.5	large	1
21	37	au-dessous	0	près de	0.5	au-dessus	1
	38	au-dessous	1	près de	0.5	au-dessus	0
22	39	angulaire	0	convexe	0.5	obtus	1
	40	angulaire	1	convexe	0.5	obtus	0
23	41	11 - 14	0	12 - 14	0.5	13 - 14	1
	42	11 - 14	1	12 - 14	0.5	13 - 14	0
24	43	12	0	14 - 15	0.5	17	1
	44	12	1	14 - 15	0.5	17	0
25	45	7 - 9	0	8 - 9, 9	0.5	8 - 10	1
	46	7 - 9	1	8 - 9, 9	0.5	8 - 10	0
26	47	11	0	13 - 14	0.5	16	1
	48	11	1	13 - 14	0.5	16	0
27	49	6	0	8	0.5	10	1
	50	6	1	8	0.5	10	0
28	51	30	0	33	0.5	36	1
	52	30	1	33	0.5	36	0
29	53	19	0	31	0.5	43	1
	54	19	1	31	0.5	43	0
30	55	court	0	moyen	0.5	long	1
	56	court	1	moyen	0.5	long	0

A posteriori, il apparaît qu'on ne perd qu'une information négligeable en considérant les caractères 2 et 3 comme bivalents. Regroupons dans ce but, pour le caractère 2, le cas où l'artère cutanée passe entre les vertèbres 2 et 3, celui où elle passe entre les vertèbres 3 et 4. De même, pour le caractère 3, regroupons-nous le cas où l'artère cutanée se divise entre les os intermusculaires 3 et 4, celui où elle se divise entre les os intermusculaires 4 et 5.

3. **Caractères bivalents aléatoires** : la forme de la première épine hémale peut être aplatie ou non. Notons que pour les espèces *T. obesus*, *T. atlanticus*, *T. tonggol* apparaissent des hétérogénéités entre individus vis-à-vis de ce caractère. La variable logique v_1, égale à 1 si la première épine hémale est aplatie, peut être vraie ou non selon les individus. Si l'on connaissait exactement la fréquence f_1 de l'aplatissement, on prendrait $v_1(i) = f_1$, $v_2(i) = 1\text{-}f_1$. Ne la connaissant pas nous l'estimerons à 1/10 pour *T. obesus*, *T. albacares*, *T. tonggol*.

4. **Des caractères multivalents** : la première parapophyse dirigée ventralement peut être située sur les vertèbres 8, 9 ou 10. Dans un premier codage nous avons divisé l'intervalle de variation en deux parties distinctes.

Nous sommes alors ramenés au cas de caractères bivalents.

Il apparaît toutefois que l'information négligée par un tel procédé est considérable. Il est possible dans ce cas de diviser l'intervalle de variation en plus de deux classes. Nous avons utilisé un tel codage. Cependant, la lourdeur du procédé nous a conduit à utiliser un codage pseudo-aléatoire qui donne sensiblement les mêmes résultats. Si un caractère varie entre les bornes VINF et VSUP, nous créons la variable v_1. $v_2(i) = 0$ si le caractère a la valeur VINF, $v_1(i) = 1$ s'il a la valeur VSUP. Entre ces deux bornes v est linéaire. Enfin, nous introduisons $v_2(i) = 1\text{-}v_1(i)$; exemple, pour le caractère 2 : $v_1(i) = 0$, $v_2(i) = 1$ si la première parapophyse dirigée ventralement est la vertèbre 8. $v_1(i) = v_2(i) = 0{,}5$ si c'est la vertèbre 9. $v_1(i) = 1$, $v_2(i) = 0$ si c'est la vertèbre 10.

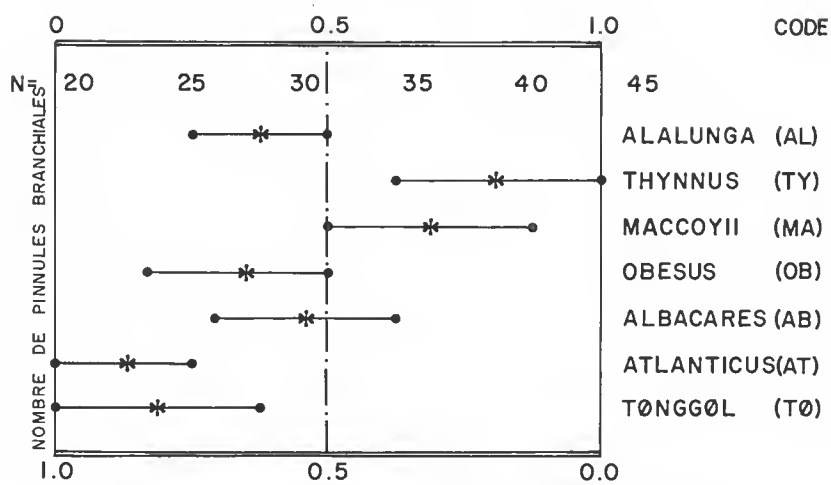

Fig. 1. — Codage des caractères multivalentes aléatoires.

Dans cette catégorie de caractères multivalents, on placera les caractères 11, 12, 16, 20, 21, 22.

5. **Des caractères multivalents aléatoires** (fig. 1) : c'est surtout parmi les caractères attachés aux nageoires que se trouvent ceux-ci. On peut résumer l'information attachée

TABLEAU IV. — Codage des caractères à valeur évolutive.

CARACTERE 1 : Origine de l'artère cutanée à la vertèbre

N° de la vertèbre	3 - 4	6 - 8
Codage	0	1

CARACTERE 2 : Nombre de diverticules arteriolaires de l'artère cutanée

Nombre	2 - 3, 3 - 4	5 - 6
Code	0	1

CARACTERE 3 : Veine post-cardinale

Caractère	absent	présent
Code	0	1

CARACTERE 4 : Lobes du foie

Caractère	subégaux	droit-long
Code	0	1

CARACTERE 5 : Vessie natatoire

Caractère	présent	absent
Code	0	1

CARACTERE 6 : Premier arc hémal sur la vertèbre

N° de la vertèbre	10 - 10(11)	11(10, 12)	11 (12)
Code	1	2	3

CARACTERE 7 : Première parapophyse dirigée ventralement sur la vertèbre

N° de la vertèbre	8	9	10
Code	0	1	2

CARACTERE 8 : Taille du foramen ventro-latéral

Caractère	petit	grand
Code	0	1

CARACTERE 9 : : Nombre de vertèbres précaudales

Nombre	18	19
Code	0	1

CARACTERE 10 : Forme du parasphenoïde

Caractère	large	étroit
Code	0	1

CARACTERE 11 : Forme de l'ethmoïde

Caractère	large	modérément large	étroit
Code	0	1	2

CARACTERE 12 : Projection de l'alisphénoïde

Caractère	au-dessus de moitié de l'orbite	près de la moitié de l'orbite	en-dessous de la moitié de l'orbite
Code	0	1	2

à un tel caractère, pour chaque espèce, en une valeur moyenne et une variabilité. Ainsi la variabilité apparaît-elle beaucoup plus faible pour l'espèce *T. tonggol*. Mais probablement est-ce dû pour une bonne part à ce que la découverte relativement récente de cette espèce n'a pas permis l'examen détaillé de suffisamment d'individus. Dans le doute nous n'avons tenu compte que de la valeur moyenne. Nous sommes donc ramenés au cas de caractères multivalents simples.

Avant de conclure à propos des codages, soulignons que le codage est indissociable du choix de la métrique et qu'il comporte une bonne part d'arbitraire. Notons toutefois que dans ce cas précis, comme on peut d'ailleurs l'espérer, les résultats présentent une grande stabilité lorsque les nuances du codage se modifient.

b — *Caractères à valeur évolutive*

Afin de traduire les relations cladistiques entre taxons, nous avons sélectionné 12 caractères (issus des domaines viscéraux, squelettiques, rachidiens et crâniens) dont la valeur phylogénétique a déjà été soulignée dans la littérature par les précédents auteurs. Chacun de ces caractères a été codé en une série discrète (discontinue) d' « états évolutifs » allant de l'état primitif à l'état évolué (dans de nombreux cas, 2 états seulement sont considérés : 0 et 1 (tabl. V).

C. — Méthodologie du traitement

a — *Choix de la distance*

A l'issue du codage nous disposons pour les IMAX espèces de JMAX variables. Notons P(i,j) la valeur de la variable j pour l'espèce i.

Il faut maintenant définir une distance taxinomique entre espèces. La plupart des variables issues du codage sont des variables logiques. Nous avons donc choisi la distance x^2 qui s'accorde bien avec ce caractère logique des variables.

Si TI(io) est la somme des P(io, j) pour j = 1, JMAX, TJ(jo) celle des P(i, jo) pour j = 1, JMAX la distance $d(i_1, i_2)$ entre les espèces i_1 et $_2$ sera donnée par :

$$d^2\,(i_1, i_2) = \sum_{j=1}^{JMAX} \frac{1}{TJ(j)} \left(\frac{P(i_1, j)}{TI(i_1)} - \frac{P(i_2, j)}{TI(i_2)} \right)^2$$

En pratique, dans ce cas, TI(i) ne varie guère d'une espèce à l'autre du fait de la dominance des caractères dédoublés. Reste donc une pondération de l'influence de chaque caractère par les $\frac{1}{TJ(j)}$. En ce qui concerne les caractères attributifs, ceux rarement présents auront plus d'influence. Les caractères bivalents dédoublés en deux variables logiques j_1 et $j_2 = J_1 + 1$ ont quant à eux un poids total de $\frac{1}{TJ(j_1)} + \frac{1}{TJ(j_2)} = \frac{1}{TJ(j_1)} + \frac{1}{IMAX\text{-}TJ(j_1)}$ quantité qui est minimale pour $TJ(j_1) = IMAX/2$ [$TJ(j_1)$ varie entre 0 et IMAX]. Nous

accordons donc davantage de poids aux caractères dissymétriques [1]. Le codage adopté pour les caractères multivalents permet de conserver la distance du x^2 lorsque l'on introduit les variables attachées à ces caractères. Là encore plus de poids est accordé aux caractères dissymétriques (ceux dont la valeur moyenne est éloignée du milieu de l'intervalle de variation).

b — *Analyse factorielle des correspondances*

La première partie de l'étude a consisté en une analyse factorielle. L'analyse factorielle choisie est l'analyse des correspondances (Cordier, 1968 ; Benzecri, 1973, *op. cit.*, t. II) qui présente notamment l'avantage d'utiliser la distance du x^2 et de respecter la dualité entre espèces et variables, permettant ainsi une projection simultanée (cependant d'autres variantes d'analyse factorielle, utilisant notamment d'autres métriques, ont été utilisées sans divergence notable des résultats).

c — *Analyses hiérarchiques*

Si on représente chaque espèce par un point dans l'espace de dimension JMAX correspondant aux JMAX variables, on obtient un nuage de points. L'analyse factorielle permet de dégager les axes principaux d'allongement de ce nuage. La classification automatique permet quant à elle de dégager au besoin plusieurs agrégats à l'intérieur de ce nuage, c'est-à-dire dans notre cas plusieurs groupements naturels d'espèces.

La notion d'agrégat demande ici à être précisée.

L'idée la plus simple consiste à poser en principe qu'un agrégat est un ensemble de points dont deux quelconques ne sont jamais séparés par une distance supérieure à D, D étant un seuil donné. En faisant varier D on obtient une hiérarchie d'agrégats : lorsque D croît, ceux-ci viennent se fondre.

On reconnaît là la conception de l'agrégat utilisée par Sorensen (1948) *in* Benzecri (1973). Le mathématicien reconnaît, lui, en de tels principes ceux utilisés pour la définition d'une ultra-métrique supérieure minimale (Johnson, 1967) dont les liens avec la méthode d'Apresjan ont été soulignés par Benzecri (1972). Nous avons utilisé l'algorithme de Johnson. Un agrégat est caractérisé par son diamètre : distance des deux points les plus éloignés.

L'algorithme procède par regroupements successifs, en fusionnant à chaque étape les deux agrégats qui vont donner naissance à l'agrégat de plus petit diamètre possible.

La première conception mène à la recherche d'agrégats les plus sphériques possibles. Une conception presque antithétique de la précédente est celle admettant les chaînages dans les agrégats. On forme une chaîne par une succession de segments joignant deux à deux des points du nuage. Une chaîne sera caractérisée par son saut : longueur du plus long des segments la constituant. Un agrégat sera alors un ensemble de points tels que deux d'entre eux puissent toujours être joints par une chaîne de saut inférieur à S fixé. En faisant varier S on obtient une hiérarchie. Pour l'essentiel, la conception de l'agrégat

1. Un poids plus grand est ainsi accordé aux caractères apportant un minimum d'information (au sens de la théorie classique de l'information). Les méthodes phylogéniques suggérées par Camin et Sokal (1966) privilégient au contraire les caractères comportant un maximum d'information au nom du principe de « parcimonie ».

utilisée ici est celle de SNEATH (1957). Le lecteur familiarisé avec le traitement de données reconnaît l'ultramétrique inférieure maximale (JOHNSON, 1967 ; ROUX, 1968, *in* BENZECRI, 1973).

L'algorithme regroupera à chaque étape les deux classes qui sont reliables par le chemin de saut minimal.

Pour comparer les résultats obtenus à ceux issus de l'analyse des correspondances, nous avons évidemment conservé la distance du x^2. Les deux méthodes d'analyse hiérarchique présentées ont été choisies parce qu'elles font appel aux conceptions les plus radicalement différentes de la notion de classe.

d — *Analyse cladistique*

Les relations entre phylogenèse et classification constituent l'un des problèmes majeurs de la systématique. Sans vouloir aborder ce sujet qui dépasse très largement notre propos, nous avons néanmoins cherché à bâtir un schéma exprimant plus particulièrement les liens phylogénétiques entre les taxons considérés. La phylogenèse la plus vraisemblable ne correspond pas nécessairement à la classification issue du maximum d'information (où interviennent à la fois convergence et homologie) mais se déduit plus probablement d'une information sélectionnée, constituée de critères ayant une valeur évolutive. Dans ce but, nous avons retenu 12 caractères (tabl. V).

TABLEAU V. — Matrice des caractères à valeur évolutive.

N°	Description	*alalunga* ALA	*thynnus* THY	*maccoyii* MAC	*obesus* OBE	*albacares* ALB	*atlanticus* ATL	*tonggol* TON
1	Origine de l'artère cutanée	0	0	0	1	1	1	1
2	Nombre de diverticules artériolaires de l'artère cutanée	1	0	0	0	1	1	1
3	Veine post-cardinale	0	0	0	1	1	1	1
4	Lobes du foie	0	0	0	0	1	1	1
5	Vessie natatoire	0	0	0	0	0	0	1
6	Premier arc hémal	1	2	1	3	3	3	4
7	Première parapophyse	1	0	1	1	1	1	2
8	Taille du foramen	0	0	0	0	1	1	1
9	Nombre de vertèbres précaudales	0	0	0	0	0	1	0
10	Forme du parasphenoïde	1	0	0	1	1	1	1
11	Forme de l'ethmoïde	2	0	0	0	1	1	1
12	Projection de l'alisphenoïde	2	0	1	2	2	2	2

La construction d'arbres phylogénétiques a fait l'objet de nombreuses tentatives et demeure un moyen descriptif très répandu pour toute étude évolutive au sein d'un groupe systématique. La première approche, fondée sur une démarche statistique, est due aux travaux de EDWARDS et CAVALLI-SFORZA (1964). Dans le même temps CAMIN et SOKAL (1965) définissaient une méthode fondée sur le principe de la « parcimonie » dont le but est

de construire l'arbre phylogénétique possédant le plus petit nombre de changements d'états (ou « pas évolutifs »). Dès lors, ce critère fut largement commenté par de nombreux systématiciens (avocats ou adversaires) et, récemment, une argumentation détaillée en sa faveur a été développée par Farris (1973). Cette méthode postule l'irréversibilité de l'évolution et est applicable à un ensemble de caractères codés selon une série discrète d'états ; la nature même de nos données en autorise donc l'application (cf. A, B b).

Les faiblesses de cette approche sont connues : la contrainte de l'irréversibilité de l'évolution, le codage des caractères, le principe même de la « parcimonie » restent à bien des égards discutables. Cependant, son application à la classification de certains groupes zoologiques comme les Citharininae, Poissons Characiformes (Daget, 1966) et les Chaetognathes (Dallot et Ibanez, 1972) a fourni des résultats très positifs.

Nous appliquerons donc la technique du « cladogramme » de Camin et Sokal, non comme la recherche de la vraie phylogenèse du genre *Thunnus*, mais comme l'approximation la plus vraisemblable de l'évolution des espèces concernées sur la base des caractères précisés plus haut.

II. RÉSULTATS

Nous avons pris successivement en considération les ensembles :

1. **Caractères viscéraux** (n°s 1 à 9 du tableau II ; n°s 1 à 14 du tableau III ; fig. 2 et fig. 7).
2. **Caractères squelettiques** (n°s 10 à 22 du tableau II ; n°s 15 à 40 du tableau III ; fig. 3).
3. **Caractères méristiques des nageoires et branchies** (n°s 23 à 30 du tableau II ; n°s 41 à 52 du tableau III ; fig. 4).
4. **Ensemble caractères : viscères + squelette** (n°s 1 à 22 du tableau II ; n°s 1 à 40 du tableau III ; fig. 5 et 8).
5. **Ensemble caractères : viscères + squelette + méristiques** (n°s 1 à 30 du tableau II ; n°s 1 à 56 du tableau III ; fig. 6).

A. — Analyse des correspondances

Quel que soit l'ensemble des caractères retenus (viscères, squelette, caractères méristiques des nageoires et branchies) et traités, l'analyse met en évidence la même structure de base reconnue par Nakamura (1965), (Iwai *et al.* 1967), Gibbs *et al.* (1967).

Cette structure comporte deux grands groupes : d'une part « *T. alalunga* + *T. thynnus* + *T. maccoyii* » et d'autre part le groupe « *T. albacares* + *T. atlanticus* + *T. tonggol* ». Ces deux grands groupes sont reliés par *T. obesus*. Cette structuration est particulièrement typique en *ensemble viscéral* (fig. 2), encore bien nette en *ensemble squelettique* (fig. 3). Elle permet de dégager un axe continu et unique de répartition des 7 espèces où le germon *T. alalunga* ne s'écarte du groupe thon rouge *T. thynnus* et *T. maccoyii* que par un caractère mineur : position de la rate. Cette situation, bien que présente, est moins typique dans l'*ensemble caractéristiques méristiques* (fig. 4).

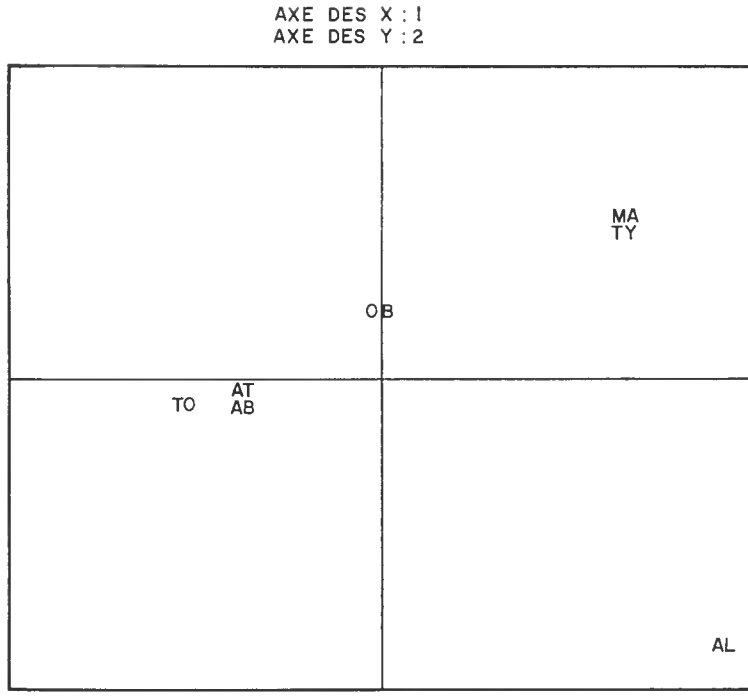

Fig. 2. — Projection des variables (espèces) dans les deux premiers axes déterminants sur la base des caractères viscéraux par l'analyse des correspondances.

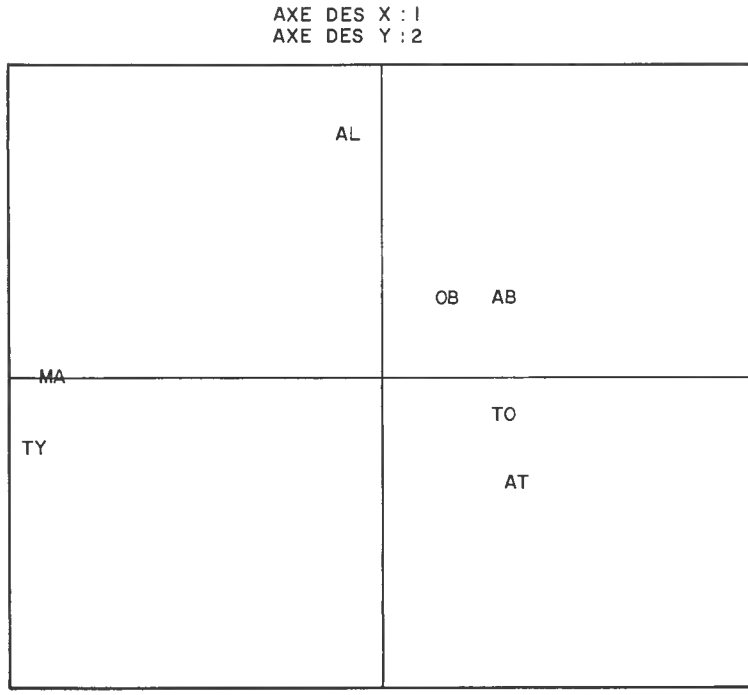

Fig. 3. — Projection des variables (espèces) par l'analyse des correspondances sur la base des caractères squelettiques.

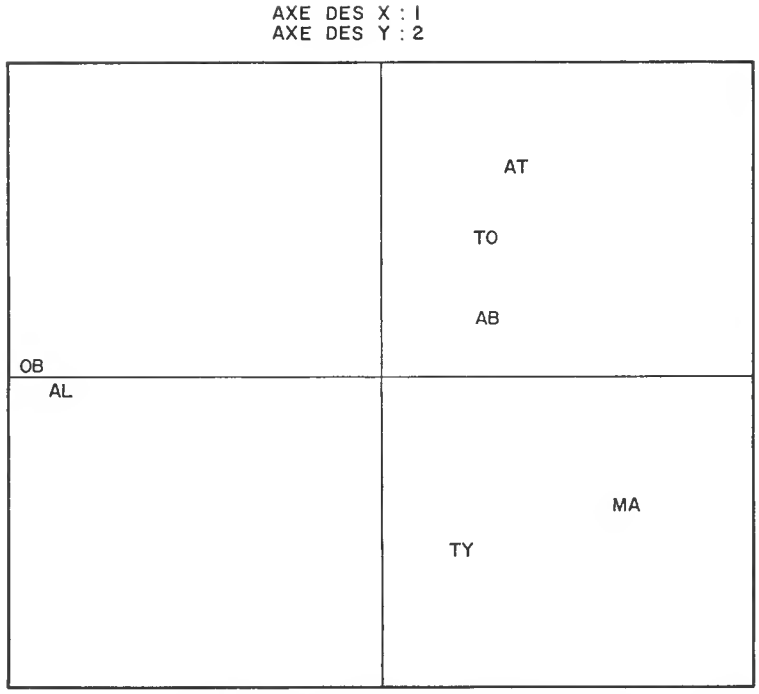

Fig. 4. — Projection des variables (espèces) par l'analyse des correspondances sur la base des caractères méristiques.

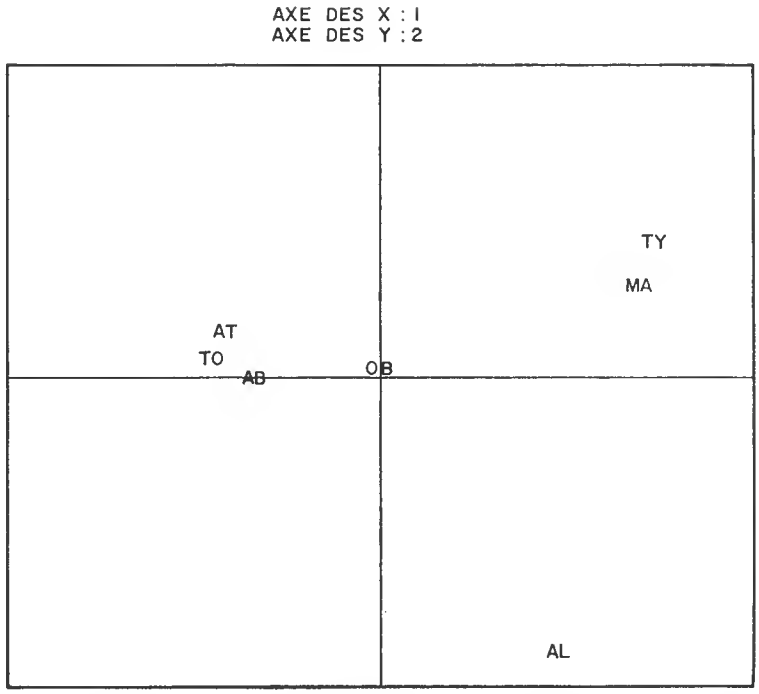

Fig. 5. — Projection des variables (espèces) par l'analyse des correspondances sur la base de l'ensemble des caractères viscéraux et squelettiques.

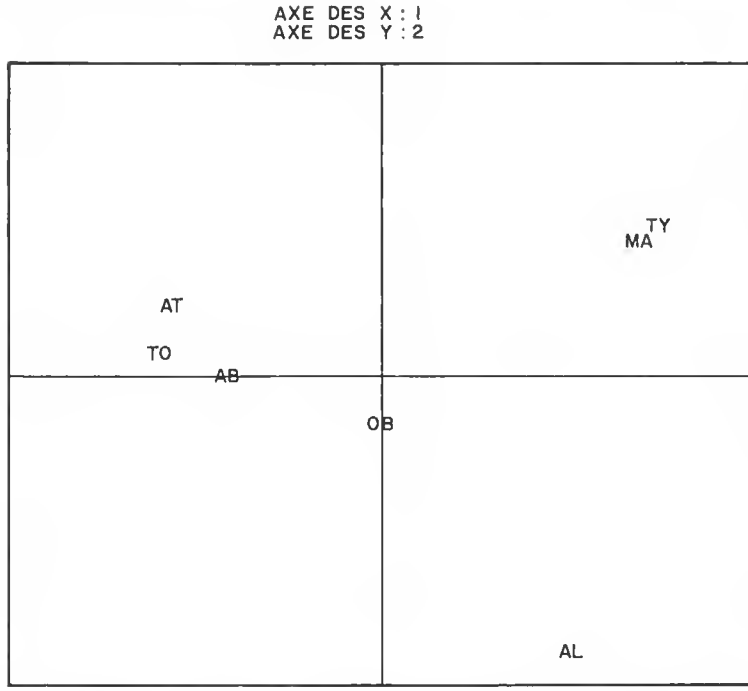

Fig. 6. — Projection des variables (espèces) par l'analyse des correspondances sur la base de l'ensemble des caractères viscéraux, squelettiques et méristiques.

Le traitement global viscères + squelette (fig. 5) ou viscère + c. méristiques (fig. 6) ne fait qu'accentuer le poids des caractères fondamentaux et a pour seule incidence de permettre l'individualisation du germon *T. alalunga* par rapport au groupe thon rouge sur la base d'autres caractères mineurs au plan phylogénétique : aplatissement de la première épine hémale, longueur de la pectorale.

B. — Analyse hiérarchique de la matrice des distances

Il paraît intéressant de définir les niveaux respectifs de partition et la hiérarchie des partitions de ces groupes, et de rapporter éventuellement ces niveaux d'individualisation aux sous-genres de certains auteurs (Fraser-Brunner, 1950). L'étude a été limitée sur la base des résultats précédents à l'analyse de l'ensemble viscéral (fig. 7) et de l'ensemble viscère + squelette (fig. 8), et visualisé sous forme de dendrogramme.

Cette seconde forme de visualisation à partir de la matrice des distances confirme donc la structure de base décrite précédemment, soit deux groupes majeurs et *T. obesus* en transition. On remarque, cependant, que, selon que l'on considère uniquement les caractères viscéraux ou les caractères viscéraux et squelettiques, l'espèce *T. atlanticus* est respectivement plus proche de *T. albacares* ou *T. tonggol*. Dans la notation subgénérique *T. atlanticus* se rattache donc à *T.* (*Neothunnus*), soit à *T.* (*Kishinoella*).

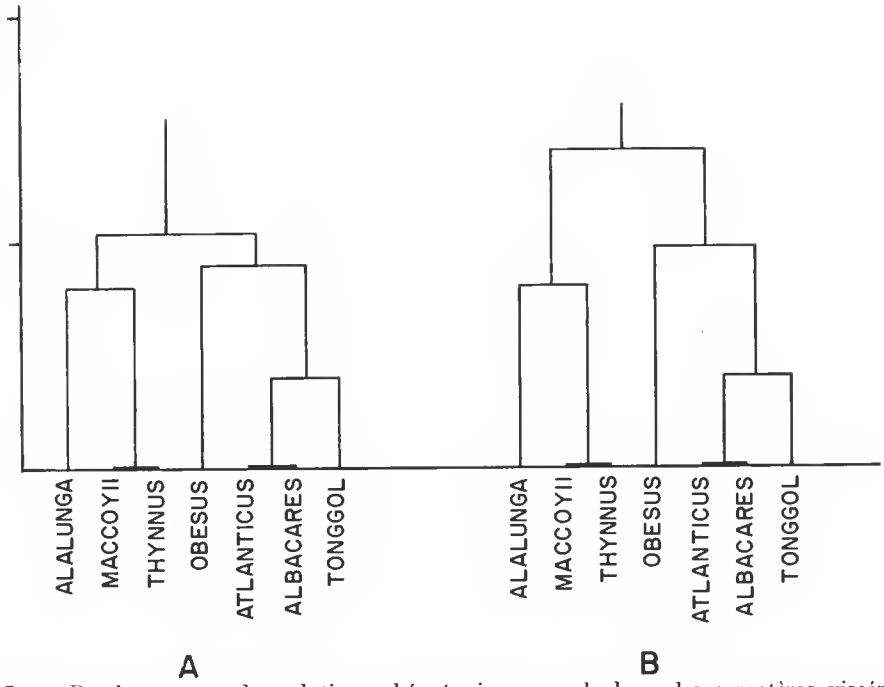

Fig. 7. — Dendrogramme des relations phénotypiques sur la base des caractères viscéraux. A, ultramétrique inférieure maximale ; B, ultramétrique supérieure minimale.

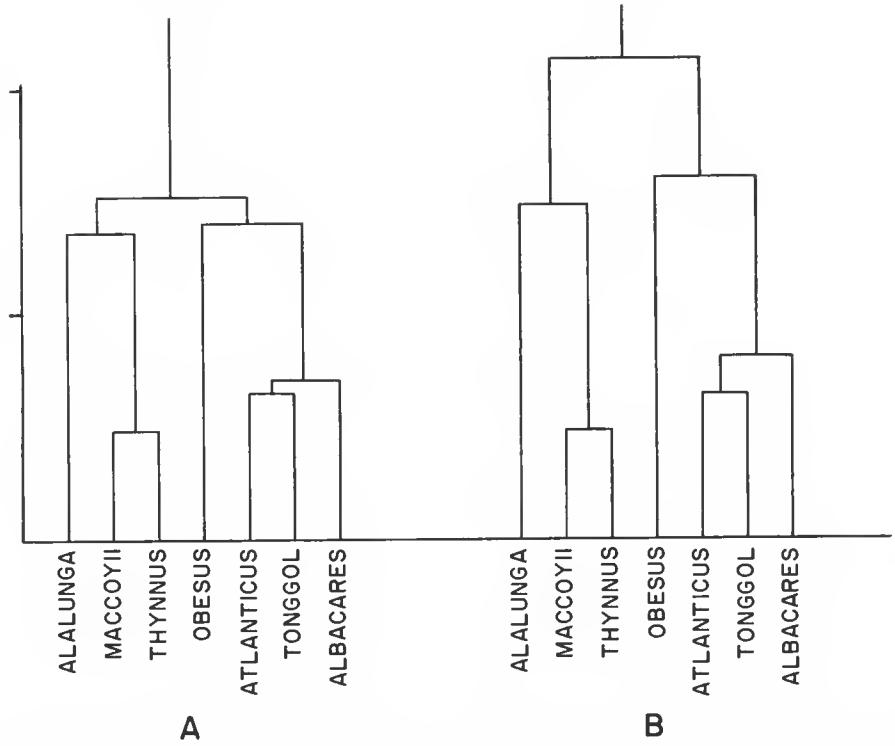

Fig. 8. — Dendrogramme des relations phénotypiques sur la base des caractères viscéraux et squelettiques. A, ultramétrique inférieure maximale ; B, ultramétrique supérieure minimale.

C. — Classification cladistique

Les calculs ont été conduits suivant la méthode itérative formalisée et programmée par Batcher (1966).

La comparaison du cladogramme (fig. 9) et des dendrogrammes des relations phénotypiques (ou phénogrammes) appelle deux remarques :

— Le groupe « *T. atlanticus*, *T. albacares* et *T. tonggol* » apparaît très nettement dans les deux types d'analyse. Les liens de parenté entre ces trois espèces ont d'ailleurs été largement soulignés dans la littérature puisqu'on les a fort justement réunis dans le groupe des *Neothunnus*.

— Le groupe « *T. thynnus*, *T. maccoyii* et *T. alalunga* », révélé par l'analyse phénotypique, ne paraît pas avoir de valeur phylogénétique. En effet, le cladogramme montre l'existence de deux branches (issues d'une hypothétique forme ancestrale) à partir desquelles évoluent d'une part *T. thynnus* et *T. maccoyii* et d'autre part toutes les autres espèces.

L'axe vertical de la figure 9 traduisant d'une façon sommaire l'échelle relative des temps, il est intéressant de noter que la séparation entre *T. thynnus* et *T. maccoyii* est probablement ancienne, alors que la séparation entre les trois formes du groupe *Neothunnus* est récente.

La répartition biogéographique de ces deux espèces semble confirmer cette hypothèse. *T. thynnus* est pêché sur l'ensemble de l'aire océanique mondiale jusqu'à des latitudes éle-

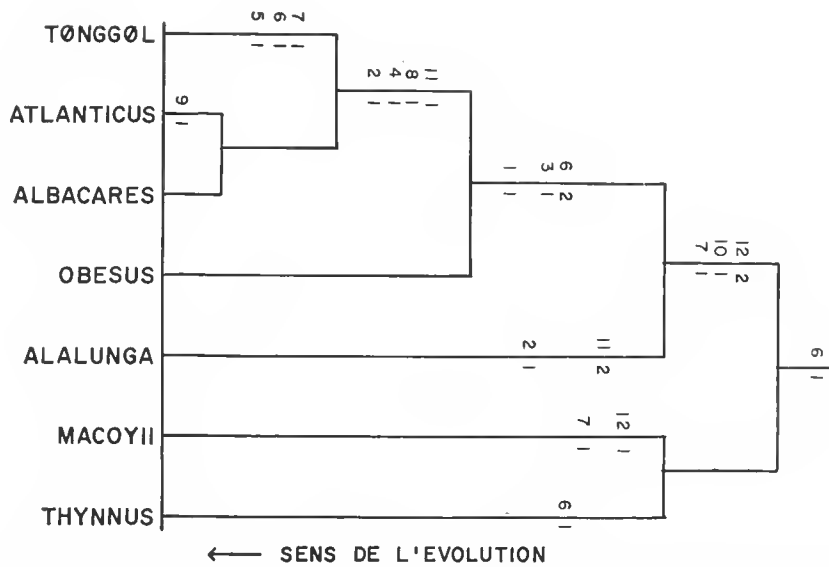

Fig. 9. — Cladogramme des relations phylogénétiques sur la base des 12 caractères à valeur évolutive (cf. tabl. V) (les chiffres situés à gauche des branches désignent les caractères évolutifs ; ils sont accompagnés du nombre de pas évolutifs correspondant).

vées, soit par exemple, pour l'océan Atlantique, 50 à 65° de latitude Nord (au large du Canada et de la Norvège). Par contre, l'aire de répartition de *T. maccoyii* est limitée au sud de la latitude de 45° Sud.

III. DISCUSSION

A. — Niveaux subgénériques

De Sylva (1955) concluait que *T. atlanticus* était plus proche de *T. albacares* que de *P. sibi* (= *T. obesus*) et que les noms *Parathunnus* et *Neothunnus* ne pourraient être acceptés même comme sous-genres.

A partir des résultats présents, il apparaît que *T. atlanticus* est effectivement très proche de *T. albacares* et *T. tonggol* et que ces trois espèces forment un groupe homogène (*Neothunnus*) nettement individualisé par rapport à *Parathunnus*. On remarquera qu'en 1923 Kishinouye avait dénommé *T. tonggol* : *Neothunnus rarus* et le mettait au même niveau que *Neothunnus albacares*.

Tableau VI. — Regroupement possible des espèces du genre *Thunnus* selon le niveau d'analyse à partir des caractères viscéraux et squelettiques.

Position synthétique	Position synthétique niveau subgénérique	Position analytique
Thunnus thynnus	*Thunnus (Thunnus) thynnus*	*Thunnus (Thunnus) thynnus*
Thunnus maccoyii	*Thunnus (Thunnus) maccoyii*	*Thunnus (Thunnus) maccoyii*
Thunnus alalunga	*Thunnus (Thunnus) alalunga*	*Thunnus (Germo) alalunga*
Thunnus obesus	*Thunnus (Parathunnus) obesus*	*Thunnus (Parathunnus) obesus*
Thunnus albacares	*Thunnus (Neothunnus) albacares*	*Thunnus (Neothunnus) albacares*
Thunnus atlanticus	*Thunnus (Neothunnus) atlanticus*	*Thunnus (Neothunnus) atlanticus*
Thunnus tonggol	*Thunnus (Neothunnus) tonggol*	*Thunnus (Kishinoella) tonggol*

Les trois positions types sur le problème de la nomenclature générique, subgénérique et spécifique des espèces du genre *Thunnus* peuvent être schématisées dans le tableau VI : soit 1 genre et 7 espèces, soit 1 genre, 3 sous-genres, 7 espèces, soit 1 genre, 5 sous-genres, 7 espèces. La dernière position est logique mais extrémiste et invalide la valeur taxinomique du genre *Thunnus*. Le point de vue synthétique (1 genre, 7 espèces) le plus couramment admis actuellement a le désavantage de considérer que les différenciations qui conduisent à la distinction des sept espèces opèrent au même niveau hiérarchique, ce qui apparaît fondamentalement faux.

Le point de vue moyen (1 genre, 3 sous-genres, 7 espèces) paraît traduire plus fidèlement la structure réelle : soit deux groupes opposés (*Thunnus* et *Neothunnus*) dont la liaison est assurée par l'espèce unique (actuellement) du groupe *Parathunnus*.

B. — Signification de l'axe unique « anatomo-physio-écologique » (Fig. 2)

L'alignement sur un même axe et selon un gradient régulier des sept espèces, qui traduit dans un certain sens l'organisation anatomique des sept espèces, est un fait remarquable et qui peut être interprété.

Cet axe traduit incontestablement le développement et la structure du système circulatoire et de ce qui lui est lié. La complexité et le développement de ce système circulatoire sont également corrélés avec la plus ou moins grande capacité de thermorégulation de l'espèce. Cet axe, que l'on peut qualifier d' « axe anatomo-physio-écologique », concorde également avec l'extension latitudinale de l'aire de distribution géographique des sept espèces. Aux extrémités de l'axe écologique, le groupe *Neothunnus* d'une part, typiquement et exclusivement intertropical, et d'autre part le groupe des espèces *Thunnus* s. s. à distribution latitudinale élevée (*alalunga* immature, *thynnus* et *maccoyii* jeune et adulte) et, en transition sur l'axe, l'espèce *obesus* (groupe *Parathunnus*) qui assure effectivement cette transition sur le plan biogéographique.

IV. CONCLUSIONS

1. La répartition, établie par les auteurs précédents, des 7 espèces du genre *Thunnus* en 2 groupes majeurs : « *thynnus*, *maccoyii*, *alalunga* » et « *albacares*, *atlanticus*, *tonggol* », réunis par *obesus*, est décrite en considérant successivement de façon exclusive les caractères viscéraux, squelettiques (crâne et rachis) et méristiques (nageoires et branchies).

2. *T. atlanticus*, *T. albacares*, *T. tonggol* sont extrêmement proches l'un de l'autre et forment le groupe *Neothunnus*. La distinction et le maintien du niveau subgénérique *Kishinoella* ne paraissent pas fondés.

3. *T. thynnus*, *T. maccoyii*, *T. alalunga* peuvent éventuellement être rassemblés dans un autre groupe nettement moins cohérent. Sur le plan phénotypique, et si l'on considère l'ensemble des caractères viscéraux et squelettiques, la différenciation de *T. alalunga* par rapport à *T. thynnus* et *T. maccoyii* est largement dominée par des caractères de moindre importance sur le plan phylogénétique : position de la rate, forme de la première épine hémale, longueur de la pectorale. Par contre, sur le plan phylogénétique, en ne considérant cette fois que les caractères pouvant être interprétés dans un sens évolutif, le classement de ces trois espèces en un groupe n'est absolument pas fondé. En effet, l'individualisation de *T. alalunga* par rapport aux formes ancestrales se place sensiblement au même niveau que l'individualisation du rameau thon rouge *T. thynnus* et *T. maccoyii* et du rameau conduisant aux formes *Parathunnus* et *Neothunnus*. Ces arguments militent en faveur de la reconnaissance et du maintien du sous-genre *Germo* sur le même plan que *Thunnus*, *Neothunnus* et *Parathunnus*.

4. *T. obesus* assure à tous points de vue la transition entre les groupes *Thunnus* et *Neothunnus* et justifie son isolement dans le groupe actuellement monospécifique : *Parathunnus*.

5. Les structures anatomiques, viscérales et squelettiques concourent à la répartition continue des sept espèces sur un axe « anatomo-physio-écologique » selon un gradient dans la complexité du système circulatoire, dans la capacité de thermorégulation, et par incidence dans l'extension géographique et particulièrement latitudinale des sept espèces. Cet axe respecte parfaitement la répartition des sept espèces en trois groupes phylogénétiquement distincts.

6. La concordance complète entre les conclusions des auteurs précédents à partir des méthodes d'analyse taxinomique classiques et les résultats de la présente étude démontrent l'intérêt et la puissance de l'application des méthodes appliquées (analyse des correspondances, analyse hiérarchique) aux données issues de la littérature descriptive objective dans le problème particulier de la validation des unités taxinomiques d'ordre générique, subgénérique, spécifique et subspécifique.

Remerciements

M. B. B. Collette a accepté de revoir le manuscrit et nous le remercions pour ses critiques et remarques constructives.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Batcher, R., 1966. — Fortran IV Program for estimation of cladistic relationship using the IBM 7040. *Computers. Univ. of Kansas*, contr. nº 6 : 1-54.

Benzecri, J. P., 1973. — L'analyse des données. Tomes I (615 p.) et II (619 p.), Dunod éd., Paris.

Camin, J. H., et R. R. Sokal, 1965. — A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution*, **19** : 311-326.

Cavalli-Sforza, L. L., et A. W. F. Edwards, 1967. — Phylogenetic analysis : models and estimation procedures. *Evolution*, **32** : 550-570.

Daget, J., 1966. — Taxonomie numérique des Citharininae (Poissons characiformes). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **38** (4) : 376-387.

Dallot, S., et F. Ibanez, 1972. — Étude préliminaire de la morphologie et de l'évolution chez les Chaetognathes. *Investigación pesq.*, **36** (1) : 31-41.

De Sylva, D., 1955. — The osteology and phylogenetic relationships of the blackfin tuna, *Thunnus atlanticus* (Lesson). *Bull. mar. Sci. Gulf Caribb.*, **5** (1) : 1-41.

Edwards, A. W. F., et L. L. Cavalli-Sforza, 1964. — Reconstruction of evolutionary trees. *In* : Phenetic and phylogenetic classification. Eds V. H. Heywood and J. Mc Neill. Systematics Association Publication nº 6, London. P. 66-76.

Farris, J. S., 1973. — On the use of the parsimony criterion for infering evolutionary trees. *Syst. Zool.*, **22** : 250-256.

Fraser-Brunner, A., 1950. — The fishes of the family Scombridae. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (12), **3** (25) : 131-163.

Gibbs, R. H., et B. B. Collette, 1967. — Comparative anatomy and systematics of the tunas, genus *Thunnus*. *Fishery Bulletin*, **66** (1) : 65-130.

Iwai, T., Nakamura, I., et K. Matsubara, 1965. — Taxonomic study of the tunas. *Bull. Misaki mar. biol. Inst., Spec. Rep.*, **2** : 1-51.

Kishinouye, K., 1923. — Contributions to the comparative study of the so-called scombroid fishes. *J. Coll. Agric. imp. Univ. Tokyo*, **8** (3) : 293-475.

Nakamura, I., 1965. — Relationships of the fishes referable to the subfamily Thunnidae on the basis of the axial squelctton. *Bull. Misaki mar. biol. Inst.*, **8** : 7-38.

Postel, E., 1973. — Thunnidae. *In* : Check list of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean, by J. C. Hureau and Th. Monod editors, UNESCO, tome I, p. 467.

Sneath, P. H.A., 1957. — The application of computers to taxonomy. *J. Gen. Microbiol.*, **17** : 201-266.

Manuscrit déposé le 12 février 1975.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 339, nov.-déc. 1975, Zoologie 241 : 1349-1368.

Achevé d'imprimer le 27 février 1976.

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 004 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.